Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 676	25 S., 9 Abb., 4 Tab.	Stuttgart, 19. IV. 2005

Muster der Biodiversität von Gefäßpflanzen in Baden-Württemberg – eine geostatistische Analyse abiotischer Einflussfaktoren

Biodiversity patterns of vascular plants in Baden-Wuerttemberg (SW-Germany) – a geostatistical analysis of abiotic factors

Sebastian Hoechstetter, Jens Wahr, Sonja Knapp, Stefan Klotz, Dieter Uhl, Mike Thiv & Volker Mosbrugger

Abstract

This study examines the influence of different abiotic parameters like temperature, precipitation, duration of sunshine or elevation on the spatial biodiversity patterns of vascular plants on a regional scale. Based on a data set of 1094 grid cells in a resolution of approximately 5.5 × 6.0 km, the spatial patterns of the diversity of vascular plants in the state of Baden-Wuerttemberg (SW-Germany) are correlated with the abiotic parameters mentioned above. The results suggest that single parameters cannot explain adequately how species are spatially distributed over the anthropogenically altered examination area. Simple regression analyses conducted for all of the examined parameters result in weak correlations with an explained variance of 13 % in maximum for single parameters. As expected, by applying a multiple regression analysis, the explained overall variance could be increased up to 31 % in case of a number of 12 parameters considered, but still resulted in a weak correlation between the analyzed abiotic parameters and plant diversity. Therefore, this study can be considered as an evidence for the very complex causations of biodiversity patterns and as an advice to concentrate further studies on the establishment of complex data sets of parameters to explain the spatial distributions of species. In this context, it appears to be necessary to focus on further parameters like landscape structure and anthropogenic environmental factors.
Keywords: Species richness, biodiversity patterns, regional scale, abiotic environmental parameters, regression model.

Zusammenfassung

In dieser Studie wird auf regionalem Maßstab untersucht, welchen Einfluss verschiedene abiotische Faktoren wie Temperatur, Niederschlag, Sonnenscheindauer und Höhenlage auf das räumliche Muster der Artenvielfalt von Gefäßpflanzen haben. Auf der Grundlage von 1094 Datenpunkten in einem Rastergitter von ca. 5,5 × 6,0 km Auflösung wurden dazu die räum-

lichen Muster der Biodiversität von Gefäßpflanzen in Baden-Württemberg (SW-Deutschland) mit den oben genannten abiotischen Parametern korreliert. Die Ergebnisse zeigen, dass einzelne abiotische Faktoren in dem stark anthropogen überprägten Gebiet Baden-Württembergs alleine nicht ausreichen, die Verteilung der Artenvielfalt zu erklären. Isoliert betrachtet ergeben sich bei einer einfachen Regressionsanalyse aller untersuchten Parameter lediglich schwache Korrelationsmaße mit maximal 13 % erklärtem Varianzanteil. Die Durchführung von multiplen Regressionsanalysen lieferte zwar wie erwartet einen höheren erklärten Anteil an der Gesamtvarianz, allerdings war der Regressionszusammenhang immer noch als schwach zu bezeichnen (31 % erklärter Varianzanteil bei Einbeziehung von 12 untersuchten abiotischen Parametern). Die Untersuchung kann deshalb als Hinweis darauf verstanden werden, dass die zu beobachtenden Muster der Pflanzendiversität komplexe Ursachen besitzen und weitere Studien sich deshalb stärker auf die Etablierung komplexer Sets von erklärenden Faktoren der Biodiversität konzentrieren müssen. Dabei erscheint es notwendig, den Focus stärker auf Parameter wie Landschaftsstruktur und anthropogene Umweltfaktoren zu lenken.

Inhalt

1 Einführung 2
1.1 Allgemeines 2
1.2 Pflanzendiversität – Stand der Forschung 3
1.3 Fragestellung 4
2 Untersuchungsraum und Datengrundlage 4
2.1 Charakterisierung des Untersuchungsraums 4
2.2 Datengrundlage 6
2.2.1 Floristische Daten 6
2.2.2 Abiotische Parameter 7
3 Methodik 7
4 Ergebnisse 8
5 Diskussion 14
6 Zusammenfassung und Ausblick 22
7 Literatur 24

1 Einführung

1.1 Allgemeines

Im Laufe des letzten Jahrzehnts ist das Thema Biodiversität immer stärker ins Blickfeld der Forschung gerückt. Sowohl in wissenschaftlichen als auch politischen Kreisen ist erkannt worden, dass ein Monitoring der Entwicklung von biologischer Vielfalt und die Erforschung ihrer wesentlichen bestimmenden Faktoren vielversprechende Instrumente zur Voraussage von Einflüssen zukünftiger natürlicher und anthropogener Umweltveränderungen auf die Zusammensetzung und die Muster der Biodiversität darstellen. Gerade Erkenntnisse über die Prozesse, die die Diversität von Floren bestimmen, können grundlegende Informationen für ein nachhaltiges Wirtschaften mit natürlichen Ressourcen bereitstellen. Dies wiederum hat fundamentale Bedeutung für die Erhaltung der Funktionsfähigkeit von Ökosystemen oder die Sicherung des gegenwärtig vorhandenen Genpools als potenzielle wertvolle Ressource für die Zukunft.

Als Grundlage für fundierte Handlungsempfehlungen für die Naturschutzpolitik können die gegenwärtigen wissenschaftlichen Erkenntnisse in diesem Bereich allerdings noch nicht als ausreichend erachtet werden. Gerade auf regionaler Skala sind bislang noch relativ wenig Aussagen über die tatsächlichen steuernden Parameter von Biodiversitätsmustern getroffen worden, ein Verständnis dafür ist aber unverzichtbar für eine Voraussage der Auswirkungen von Klimaänderungen oder anthro-

pogenen Aktivitäten, wie z.B. einer zunehmenden Landschaftsfragmentierung, auf die Zusammensetzung des Artenspektrums.

Diese Studie soll anhand einer Analyse der räumlichen Muster der Gefäßpflanzendiversität sowie von verschiedenen Umweltparametern Aufschlüsse darüber liefern, inwiefern ausgewählte abiotische Parameter, wie Klimaparameter oder Höhenlage, in einem regionalen Maßstab einen steuernden Effekt auf die Biodiversität haben können.

1.2 Pflanzendiversität – Stand der Forschung

Auf globaler Skala konnten bereits einige übergeordnete klimatische Steuerungsparameter der Pflanzendiversität, wie etwa Energieumsatz (Evapotranspiration), durch statistische Analysen herausgearbeitet werden (FRANCIS & CURRIE 2003). Die räumliche Vorhersage von Pflanzendiversität, wie etwa die Vorhersage von „Hotspots", mit Hilfe dieser Parameter ist jedoch auf überregionaler bis kontinentaler Skala schwierig und erscheint nur auf regionaler Skala möglich, da mehrere steuernde Faktoren (z.B. Temperatur und Evapotranspiration) in verschiedenen Regionen unterschiedlich stark wirken können (TAPLIN & LOVETT 2003).

Im Gegensatz zur Energie-Hypothese auf globaler Skala (höhere Energie – höhere Diversität, vgl. HUTCHINSON 1959) wurde für die regionale Skala die Hypothese formuliert, dass weitere Faktoren, wie etwa naturräumliche Ausstattung (Relief, Geologie, Böden) oder Historie, einen starken Einfluss auf Biodiversität haben. Es wird hierbei davon ausgegangen, dass vor allem die zunehmende Diversität dieser Umweltfaktoren zu „Habitat-Vielfalt" und so zu einer Zunahme der Artenvielfalt führt (vgl. THIENEMANN 1956, WHITTAKER 1977, SHMIDA & WILSON 1985).

Mit der zunehmenden Verfügbarkeit von Daten zur Flora und verschiedenen Umweltparametern auf regionaler räumlicher Skala sowie verbesserten Methoden, wie etwa der Nutzung digitaler Verbreitungskarten, Datenbanken, Geographischen Informationssystemen (GIS) und Statistik, wurde in den letzten Jahren verstärkt der statistische Zusammenhang zwischen floristischer Diversität und verschiedenen abiotischen Umweltparametern (Relief, Klima, Geologie und Böden) untersucht, um statistische Modelle zur Vorhersage der Pflanzendiversität oder -verbreitung zu entwickeln (vgl. GUISAN & ZIMMERMANN 2000, ZANIEWSKI et al. 2002).

In Kulturlandschaften ist jedoch neben den abiotischen Umweltfaktoren auch ein starker anthropogener Einfluss auf die Pflanzendiversität durch Art und Intensität der Landnutzung anzunehmen. Beispielsweise haben bisherige Untersuchungen den negativen Einfluss intensiver Landwirtschaft auf die Vielfalt von Gefäßpflanzen belegt (HAEUPLER 1974). Auch für die Vielfalt verschiedener anderer Organismengruppen, wie etwa Singvögel (KREBS et al. 1999), Schmetterlinge (WARREN et al. 2001) und Bodenorganismen (MÄDER et al. 2002), stellt die Landwirtschaft eine Bedrohung dar. In diesem Zusammenhang ist auch bekannt, dass das regionale Muster der Pflanzendiversität stark durch die hohe Zahl fremdländischer Arten in urbanen Räumen beeinflusst und verzerrt wird (HAEUPLER & VOGEL 1999). Möglicherweise können daher unter Einbeziehung anthropogener Umweltparameter, wie Landnutzung und Landschaftsstruktur, die statistischen Modelle zur Vorhersage von Pflanzendiversität verbessert werden.

Für analytische Studien müssen diese anthropogenen Faktoren jedoch quantitativ vorliegen. In diesem Zusammenhang wurden in den letzten Jahrzehnten innerhalb der Landschaftsökologie räumlich-statistische Indices, sogenannte Landschafts-

strukturmaße (LSM/„landscape-metrics") entwickelt, mit denen bestimmte Eigenschaften von Landschaftselementen über Flächenanteile, Diversitäts- oder Abstandsindices (z.B. kleinräumige Landnutzung oder intensive, großflächige Landwirtschaft) erfasst und quantifiziert werden können (TURNER & GARDNER 1990, GUSTAFSON 1998). Trotz des hohen Potenzials finden jedoch LSM bei analytischen Studien zur Pflanzendiversität bisher nur selten Verwendung.

1.3 Fragestellung

Hauptgegenstand dieser Studie ist die Untersuchung der potenziellen steuernden Faktoren der Biodiversität von Gefäßpflanzen auf makroökologischer Ebene im südwestdeutschen Raum, wobei zunächst ausschließliches Augenmerk auf ausgewählte abiotische Umweltparameter gelegt wurde. Unter Biodiversität wird hier die Artenvielfalt, also die Gesamtartenzahl pro Untersuchungseinheit oder „richness" verstanden. Damit soll erstmals grundlegend für Baden-Württemberg erfasst werden, welche Bedeutung die ausgewählten abiotischen Faktoren für die Biodiversität von Gefäßpflanzen auf der regionalen räumlichen Skala haben.

Zwei Teilziele wurden dabei formuliert:

(1) Die Identifizierung und Beschreibung des räumlichen Verteilungsmusters der Artenvielfalt von Gefäßpflanzen in Baden-Württemberg.

(2) Die Erklärung dieses Verteilungsmusters durch die Korrelation mit verschiedenen abiotischen Parametern. Untersucht wurde der Einfluss von Temperatur, Niederschlag, Höhenlage und Sonnenscheindauer.

Dank

Die floristische Kartierung Baden-Württembergs wäre nicht ohne den Einsatz von über 200 ehrenamtlichen Mitarbeitern möglich gewesen. Ihnen möchten wir für ihr Engagement herzlich danken. Dr. ANGELA LAUSCH und Dr. INGOLF KÜHN vom Umweltforschungszentrum (UFZ) in Leipzig/Halle danken wir für die Bereitstellung von bereits auf MTBQ-Skala berechneten Klimadaten zur Sonnenscheindauer und Geländehöhe. Für die Bereitstellung von Niederschlags- und Temperaturdaten der Periode 1961–1990 danken wir BERNHARD MÜHR vom Institut für Meteorologie und Klimaforschung (IMK) der Universität Karlsruhe. Wir danken den Gutachtern Prof. GISELHER KAULE (Universität Stuttgart) und Dr. MICHAEL NOBIS (Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft) für die konstruktive Kritik.

2 Untersuchungsraum und Datengrundlage

2.1 Charakterisierung des Untersuchungsraums

Das Bundesland Baden-Württemberg stellt für die Studie einen sehr geeigneten Untersuchungsraum dar, da in dem knapp 36.000 km² großen Gebiet klimatisch und geomorphologisch sehr unterschiedliche Teilräume vereint sind. Dies spiegelt sich in der naturräumlichen Gliederung Baden-Württembergs wider (vgl. Abb. 1). Auf die groben naturräumlichen Einheiten wird im Folgenden kurz eingegangen, für eine ausführlichere Beschreibung sei auf SEBALD et al. (1990–1992) verwiesen.

Das Relief weist eine sehr hohe Variation auf; die Spanne reicht hier von den Niederungen des Rheintals bei Heidelberg (91 m ü. NN) bis zu den hohen Mittelgebirgslagen des Schwarzwaldes (1493 m ü. NN am Feldberg) und der Schwäbischen Alb (Lemberg mit 1015 m ü. NN).

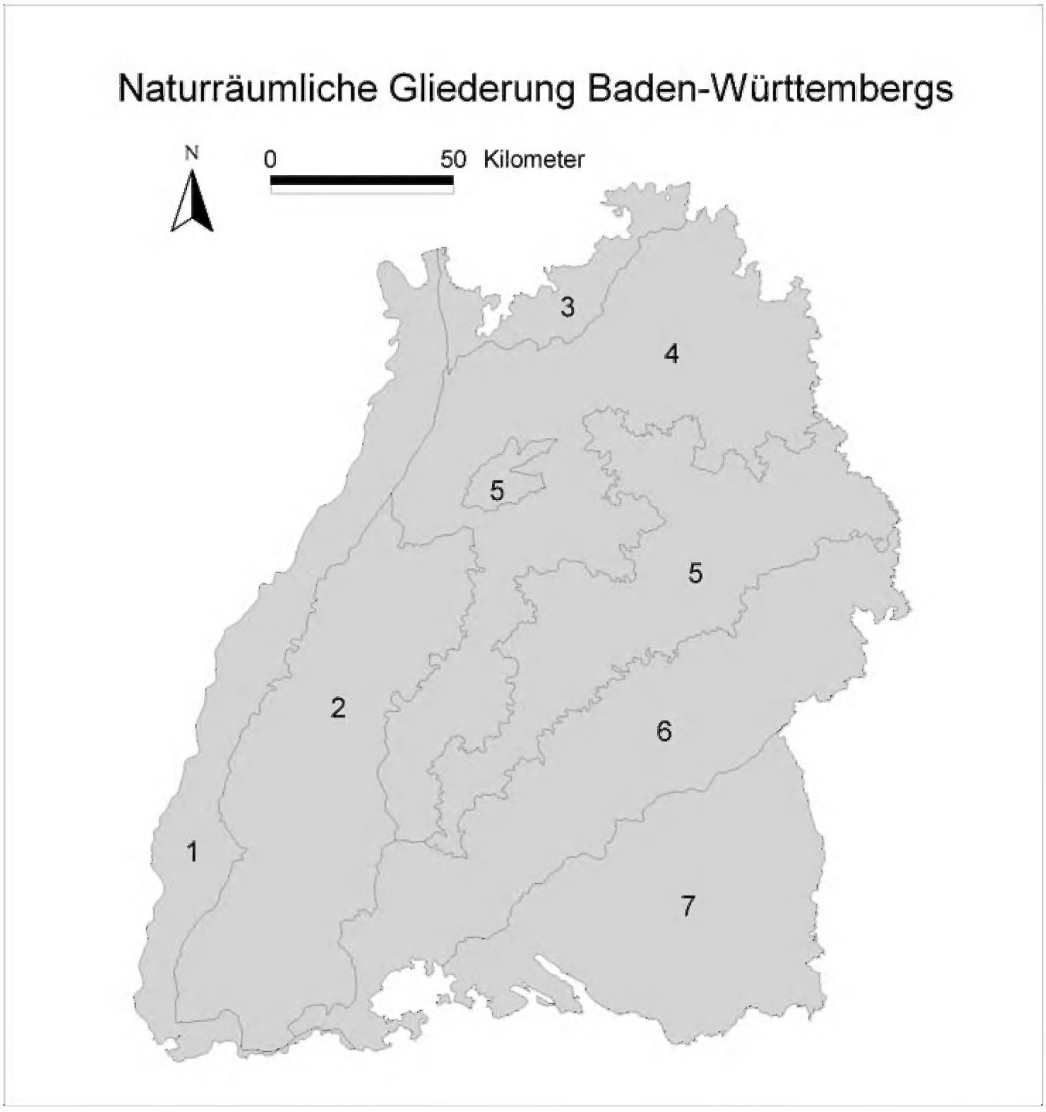

Abb. 1. Naturräumliche Grobgliederung Baden-Württembergs (Quelle: LfU 1996, vereinfacht): 1 Rheinebene, 2 Schwarzwald, 3 Odenwald, 4 Gäulandschaften, 5 Keuper-Lias-Neckarland, 6 Schwäbische Alb, 7 Alpenvorland.

Klimatisch zeigt sich eine relativ hohe Variation innerhalb des Untersuchungsraumes. Die mittleren Jahrestemperaturen liegen für Baden-Württemberg zwischen 3,3 und 10,8 °C. Auch die mittleren Jahresniederschläge, die sich zwischen 515 und 2452 mm bewegen, weisen ein sehr großes Wertespektrum auf.

Hinsichtlich der Naturräume lassen sich sehr unterschiedliche Teilgebiete charakterisieren (vgl. Abb. 1). Das Oberrheingebiet im Westen ist vorwiegend durch das hauptsächlich aus quartären Schottern aufgebaute Rheintal geprägt. Außer der eigentlichen Rheinebene werden auch die aus kleineren, lössbedeckten Bruchschollen bestehende Vorbergzone am Schwarzwaldrand, der Kaiserstuhl und der vorwiegend aus Muschelkalk aufgebaute Dinkelberg in diese naturräumliche Haupteinheit einbezogen. Der an das Oberrheingebiet im Osten angrenzende Schwarzwald reprä-

sentiert ein typisches kristallines Mittelgebirge, das vorwiegend aus magmatischen (Granite) und metamorphen (Ortho- und Paragneise) Gesteinsarten aufgebaut ist, im Nordschwarzwald und Odenwald finden sich auch ausgedehnte Hochflächen aus Buntsandstein. Östlich des Schwarzwaldes schließt sich die durch den typischen geologischen Wechsel von morphologisch harten und weichen Gesteinslagen geprägte Schichtstufenlandschaft an, welche von West nach Ost in das Neckarland, bestehend aus den Gäulandschaften und dem Keuper-Lias-Neckarland sowie die Schwäbische Alb untergliedert werden kann. Während die Gäulandschaften und die Schwäbische Alb aus kalkhaltigen Gesteinen (Muschelkalk und oberer Jura) aufgebaut sind, wobei die Gäulandschaften stellenweise auch noch von Löss und Gipskeuper überlagert werden, steht im Keuper-Lias-Neckarland, neben den kalkhaltigen und tonigen Gesteinen des Lias, auch der mittlere Keuper mit tonigen, basenreichen Gesteinen sowie saueren Sandsteinen an. Eine weitere Haupteinheit bildet das Alpenvorland, welches sich vom Südostrand der Schwäbischen Alb nach Osten bis zur Landesgrenze und nach Süden bis zum Bodensee erstreckt. Den geologischen Untergrund bilden dort tertiäre Molasseschichten, die überwiegend durch eiszeitliche Schotter und Moränenablagerungen überdeckt sind. Typisch sind dort auch zahlreiche Seen und Moore.

Das Bundesland zeichnet sich weiterhin als stark anthropogen geprägter Raum aus. In den Ballungsräumen um Stuttgart, Karlsruhe, Freiburg, Heidelberg/Mannheim oder Ulm zeigt sich dies in Form der dichten Besiedlung, wohingegen im Bereich des Schwarzwaldes die Forstwirtschaft bzw. im Kraichgau oder im Bodenseeraum die intensive Landwirtschaft die bedeutendsten menschlichen Eingriffe darstellen. Die starke Zersiedlung auch von Gebieten mit relativ geringer Bevölkerungsdichte und die weitreichende Zerschneidung und Landschaftsfragmentierung durch Verkehrswege sind als weitere Formen anthropogener Beeinträchtigung zu nennen.

Das Gebiet stellt daher einen idealen Raum zur Untersuchung der Einflüsse von unterschiedlichen abiotischen und anthropogenen Parametern auf die Biodiversität im Allgemeinen und die Artenvielfalt von Gefäßpflanzen im Besonderen dar.

2.2 Datengrundlage

2.2.1 Floristische Daten

Die Angaben zur räumlichen Verbreitung von Gefäßpflanzen wurden der floristischen Datenbank FLOREIN entnommen, die vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart gepflegt wird. Die ständig aktualisierte Datenbank wurde im Rahmen einer systematischen Kartierung der in Baden-Württemberg vorkommenden Pflanzenarten in den letzten drei Jahrzehnten unter der Mitwirkung vieler ehrenamtlicher Kartierer aufgebaut (Sebald et al. 1990–1992, 1996–1998). Sie enthält ca. 750.000 Einträge für mehr als 2600 Gefäßpflanzenarten. Aufgenommen wurde das Artenvorkommen auf der räumlichen Ebene der so genannten Messtischblattquadranten (MTBQ), also Viertel der Topographischen Karte 1:25.000 (TK25). Dies entspricht einer Auflösung von etwa 5,5 × 6,0 km. Die Daten liegen als sog. Presence-Daten vor, in der Datenbank wurde also das Vorkommen einer Art je MTBQ registriert; aufgrund der hohen Genauigkeit der Kartierung wurde es jedoch als sinnvoll und richtig erachtet, diese Angaben als Presence/Absence-Daten zu interpretie-

ren und dementsprechend zu analysieren. In die Untersuchung wurden zunächst 1161 MTBQ im südwestdeutschen Raum einbezogen.

2.2.2 Abiotische Parameter

Für das Untersuchungsgebiet wurden ferner Daten zu abiotischen Parametern prozessiert, um sie mit den Gesamtartenzahlen räumlich in Beziehung zu setzen. Meteorologische Daten zu Niederschlag, Temperatur und Sonnenscheindauer stammen von Klimastationen des Deutschen Wetterdienstes (DWD). Niederschläge und Temperatur aller verfügbaren Klimastationen wurden als langjährige monatliche Mittelwerte für die Periode 1961–1990 vom Institut für Meteorologie und Klimaforschung Karlsruhe (IMK) zur Verfügung gestellt (MÜHR 1996). Für die Niederschläge sind dies rund 750 Stationen, im Falle der Temperatur ca. 90. Die Daten der Klimastationen lagen hierbei als Punktdaten vor und wurden mit Hilfe eines Geographischen Informationssystems (GIS) räumlich interpoliert. Aus diesen Daten wurden dann weitere Teilparameter wie mittlere langjährige Niederschlagsmengen im Sommer- und Winterhalbjahr oder die langjährige mittlere Temperatur des kältesten und wärmsten Monats berechnet. Anschließend wurden diese Daten auf die räumliche Ebene der MTBQ aggregiert. Bereits auf die Ebene der MTBQ prozessierte Daten zur Sonnenscheindauer (Periode 1961–1990) und zum Relief wurden vom Umweltforschungszentrum (UFZ) in Leipzig/Halle zur Verfügung gestellt. Die Daten zum Relief, bzw. zur mittleren Höhenlage in Meter ü. NN, basieren hierbei auf dem ArcDeutschland500-Datenset des Environmental Systems Research Institute (ESRI).

3 Methodik

Der erste Schritt bei der Bearbeitung der Daten umfasste die Prozessierung und Aufbereitung der floristischen Einträge der FLOREIN-Datenbank, um eine Einbindung in die verwendeten GIS-Programme zu ermöglichen. Zuerst wurden die floristischen Daten aus der FLOREIN-Datenbank des Zeitraumes 1970 bis heute (Datenstand 1995) ausgelesen, wobei die Aggregierung aller Subspezies auf die Artebene ausgewählt wurde. Anschließend wurden die Daten in eine Access-Datenbank eingelesen, auf die räumliche Skala der MTBQ aggregiert und kartierbedingte Doppeleinträge entfernt. Dadurch wurde der Datensatz von ursprünglich knapp 750.000 auf 591.000 Einträge reduziert. Diese bildeten im weiteren Verlauf die Arbeitsgrundlage. Die so aufbereiteten floristischen Daten wurden in ArcView GIS transferiert und die räumliche Verteilung der Gesamtartenzahlen aller erfassten Gefäßpflanzen in Baden-Württemberg dargestellt. Dabei wurde für jeden Quadranten ein Wert für die Anzahl der vorgefundenen Arten ermittelt. Um unerwünschte Randeffekte in den Grenzbereichen des Untersuchungsgebietes zu vermeiden, wurden dabei nur diejenigen Messtischblattquadranten berücksichtigt, die wenigstens drei Viertel ihrer Fläche innerhalb der Grenzen Baden-Württembergs haben (vgl. DEUTSCHEWITZ et al. 2003). Infolge dieser Eingrenzung reduzierte sich die Anzahl der in den weiteren Schritten betrachteten Quadranten von 1161 auf 1094.

Im Untersuchungsraum wurden aus den Basisdaten der abiotischen Parameter weiterhin thematische Rasterkarten erstellt. Aus den Daten der Klimastationen konnten dabei durch Anwendung verschiedener räumlicher Analyseverfahren und

GIS-Techniken die entsprechenden Werte für die einzelnen Messtischblattquadranten im Untersuchungsraum ermittelt werden. Da die Daten zu Höhe, Sonnenscheindauer und zur Verteilung der Artenzahlen bereits auf der räumlichen Skala der MTBQ vorlagen, war hier eine entsprechende Bearbeitung nicht notwendig. Allen selbst prozessierten thematischen Karten (Abb. 2–9) lag eine Gauß-Krüger-Projektion (Zone 3, 9° Ost; Bessel-Ellipsoid) zugrunde.

Mit diesen Werten war eine Korrelation und weiterführende statistische Analyse der abiotischen Parameter mit den Gesamtartenzahlen als abhängiger Variable möglich. Neben linearen Einfachregressionen wurden multiple lineare Regressionen mit allen Parametern und ausgewählten Parameter-Sets sowie polynomiale Regressionsanalysen mit der Statistiksoftware STATISTICA (Version 6.0) durchgeführt. Schließlich konnten aufgrund einiger der berechneten Modelle Voraussagen über die theoretische Verteilung der Gesamtartenzahlen im Untersuchungsgebiet getroffen werden. Ein Vergleich mit der tatsächlichen Diversitätsverteilung konnte dann Hinweise über die Qualität der Prognosen liefern.

4 Ergebnisse

Als erste Ergebnisse der Untersuchung wurden zur Visualisierung thematische Karten der Verteilung der Gesamtartenzahlen aller Gefäßpflanzen in Baden-Württemberg sowie der Ausprägung der einzelnen abiotischen Parameter im Untersuchungsraum erstellt. Zur Klasseneinteilung der Skala für die Biodiversitätsverteilung wurde dabei die Optimierungstechnik nach Jenks (1963) angewendet, bei der die Klassengrenze durch Minimierung der Summe der Varianz innerhalb jeder der einzelnen Klassen festgelegt wird. Bei den übrigen Parametern wurden gängige Standards zur Eingrenzung der Klassen herangezogen.

Abb. 2 zeigt die Biodiversitätskarte für Baden-Württemberg, bei der ein deutlich ausgeprägtes Muster der Gefäßpflanzendiversität zu erkennen ist. Die Gesamtartenzahlen schwanken zwischen 260 (im Bereich des Hochschwarzwaldes) und 917 (im Raum Tübingen, etwa 50 km südwestlich von Stuttgart) Arten pro Messtischblattquadrant (vgl. auch Abb. 1). Der Durchschnitt liegt dabei bei 520 Arten pro MTBQ. Dabei nimmt die Häufigkeitsverteilung über alle MTBQ annähernd die Form einer Normalverteilung an, mit einem Häufigkeitsmaximum nahe dem arithmetischen Mittel und einer relativ gleichmäßigen Abflachung der Verteilung hin zu den Extremwerten.

Mit Blick auf das räumliche Muster der Artenvielfalt zeichnen sich verschiedene Charakteristiken ab. So finden sich die wesentlichen Zentren der Artenvielfalt im Bereich der urbanen Ballungsräume. Dabei fallen besonders die Bereiche um die Großstädte Stuttgart, Freiburg, Heidelberg, Karlsruhe und Ulm auf (vgl. Abb. 2). Es finden sich weiterhin einige weitere Bereiche hoher Artenvielfalt im ländlichen Raum Baden-Württembergs (vgl. Abb. 1, 2). So zeigen beispielsweise der Kraichgau zwischen Stuttgart und Heilbronn (Keuper-Lias-Neckarland), der Hegau und das Bodenseegebiet (südliche Schwäbische Alb und südliches Alpenvorland) sowie das Gebiet im Übergangsbereich zwischen dem Schwarzwald und der Schwäbischen Alb (Gäulandschaften und Keuper-Lias-Neckarland) erhöhte Artenzahlen.

Als Hauptbereich mit einer besonders niedrigen Diversität zeichnet sich ganz deutlich der Schwarzwald ab. Im Raum des Hoch- und Nordschwarzwaldes finden

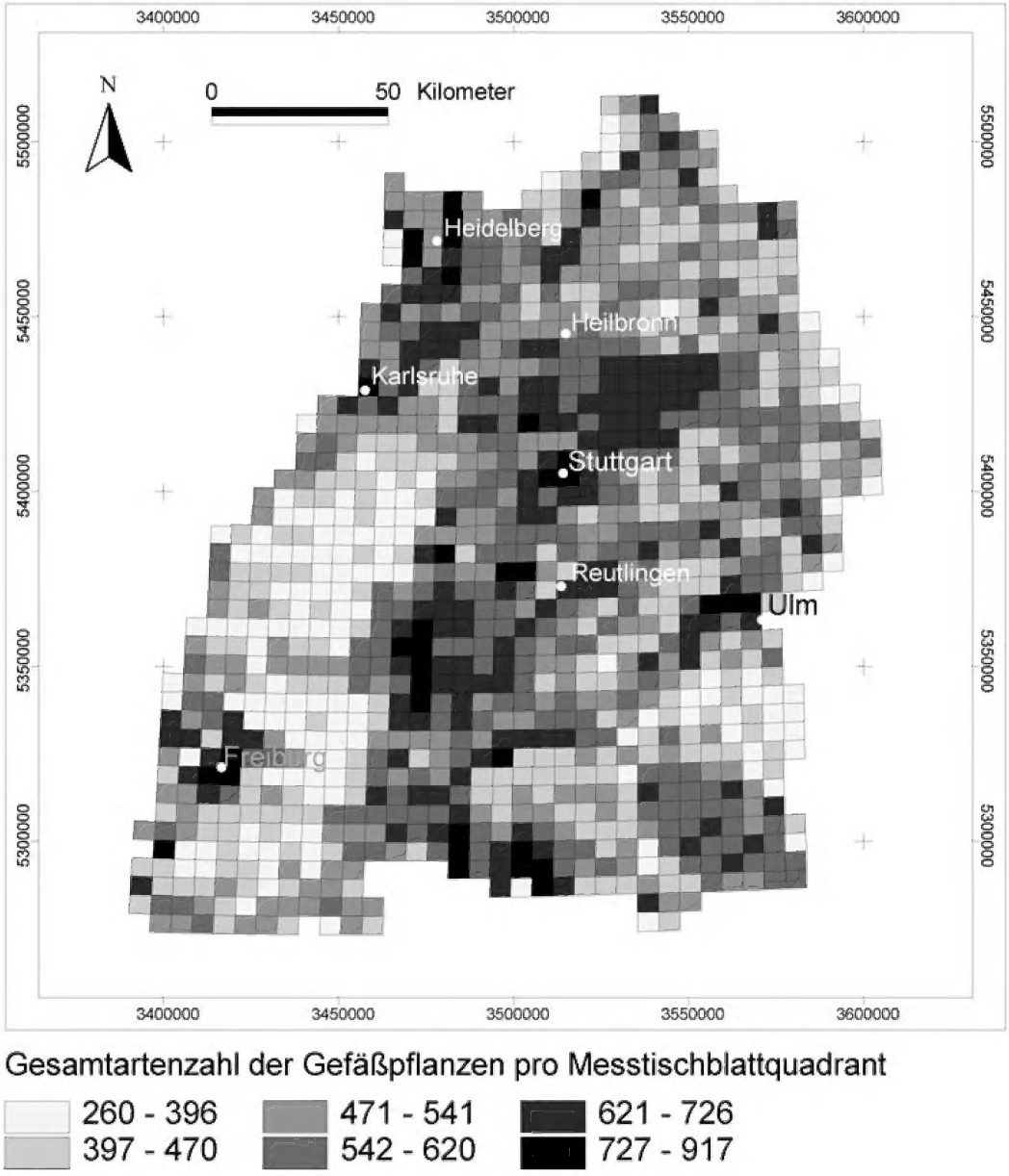

Abb. 2. Muster der Gefäßpflanzendiversität in Baden-Württemberg: Gesamtartenzahlen pro Messtischblattquadrant (MTBQ) basierend auf der floristischen Datenbank FLOREIN (Zeitraum 1970 bis heute, Datenstand 1995) des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart.

sich fast durchweg Quadranten mit Gesamtartenzahlen zwischen 260 und 400. Einen weiteren artenarmen Bereich stellt das von glazialen Formen geprägte Alpenvorland südlich von Ulm dar. Darüber hinaus findet sich im Osten des Landes ein relativ homogener von Nord nach Süd reichender Streifen mit Diversitätswerten um den Mittelwert von 520 Arten pro MTBQ.

Tab. 1. Ergebnisse der linearen Einfachregression mit der Gesamtartenzahl als abhängiger Variable. – a_0, a_1 = Koeffizienten der Regressionsgleichung; R = Regressionskoeffizient; R^2 = Bestimmtheitsmaß.

Parameter	Erläuterung	a_0	a_1	R	R^2
DHM	Mittlere Höhenlage	569,52	-0,10	-0,20	0,04
MAP	Mittlerer Jahresniederschlag	675,83	-0,16	-0,36	0,13
NDSO	Mittlerer Niederschlag im Sommerhalbjahr (Mai–Oktober)	693,65	-2,02	-0,32	0,10
NDWI	Mittlerer Niederschlag im Winterhalbjahr (November–April)	636,93	-1,58	-0,36	0,13
NDFM	Mittlerer Niederschlag des feuchtesten Monats im Jahr	687,89	-1,54	-0,34	0,11
NDTM	Mittlerer Niederschlag des trockensten Monats im Jahr	656,64	-2,26	-0,34	0,11
MAT	Mittlere Jahrestemperatur	329,73	23,56	0,22	0,05
MTW	Mittlere Temperatur des wärmsten Monats im Jahr	77,25	25,94	0,26	0,07
MTK	Mittlere Temperatur des kältesten Monats im Jahr	531,87	16,51	0,15	0,02
TS_DJF	Temperatursumme über die Monate Dezember, Januar, Februar	519,69	5,84	0,16	0,03
TS_JJA	Temperatursumme über die Monate Juni, Juli, August	123,42	8,18	0,25	0,06
SO	Mittlere jährliche Sonnenscheindauer	-192,13	0,44	0,24	0,06

Die untersuchten klimatischen Parameter weisen, wird das gesamte Gebiet betrachtet, eine relativ hohe Variabilität auf. Die durchschnittliche mittlere Jahrestemperatur (Abb. 3) liegt bei ca. 8 °C, wobei die häufigsten Werte im Bereich zwischen 6,5 und 9 °C liegen; insgesamt sind auch hier die Häufigkeiten der Werte näherungsweise normalverteilt.

Ähnliches gilt für die mittleren Jahresniederschläge und die Höhenlage, die ebenfalls eine annähernde Normalverteilung aufweisen. Die weite Spanne der Niederschläge (Abb. 4) zentriert sich um das arithmetische Mittel von 964 mm, mit den häufigsten Werten zwischen 750 und 1000 mm.

Für die Verteilung der Höhenlage liegen die häufigsten Werte im Untersuchungsgebiet zwischen 400 und 600 m ü. NN mit einem Mittelwert von 485 m. Bei der jährlichen Sonnenscheindauer (Abb. 5) verteilen sich Werte um das arithmetische Mittel von 1603 Stunden pro Jahr; insgesamt weist die Sonnenscheindauer eine sehr kompakte Normalverteilung mit relativ geringer Varianz auf.

Tab. 1 zeigt nun die Ergebnisse der einfachen linearen Regressionsanalyse der einzelnen abiotischen Parameter mit der Verteilung der Biodiversität auf MTBQ-Ebene.

Einzeln betrachtet ergeben sich dabei durchweg nur relativ kleine Beträge für das Bestimmtheitsmaß R^2 (bei allen Parametern Signifikanz $p < 0{,}001$), der durch die Einfachregressionen erklärte Varianzanteil ist also sehr gering. Mit jeweils 13 % Erklärung weisen die Parameter MAP (Mittlerer Jahresniederschlag) und NDWI

Tab. 2. Paarweise berechnete Korrelationskoeffizienten der untersuchten Parameter. – Parametererklärung siehe Tab. 1.

	DHM	MAP	NDSO	NDWI	NDFM	NDTM	MAT	MTW	MTK	TS_DJF	TS_JJA	SO
DHM	**1,00**	0,49	0,52	0,43	0,58	0,38	-0,90	-0,87	-0,85	-0,86	-0,88	0,17
MAP	0,49	**1,00**	0,93	0,97	0,94	0,97	-0,47	-0,55	-0,30	-0,33	-0,55	-0,13
NDSO	0,52	0,93	**1,00**	0,81	0,97	0,86	-0,49	-0,52	-0,38	-0,40	-0,54	0,02
NDWI	0,43	0,97	0,81	**1,00**	0,85	0,97	-0,42	-0,53	-0,21	-0,25	-0,52	-0,23
NDFM	0,58	0,94	0,97	0,85	**1,00**	0,86	-0,55	-0,60	-0,42	-0,45	-0,61	0,00
NDTM	0,38	0,97	0,86	0,97	0,86	**1,00**	-0,38	-0,48	-0,19	-0,22	-0,48	-0,21
MAT	-0,90	-0,47	-0,49	-0,42	-0,55	-0,38	**1,00**	0,98	0,94	0,96	0,98	-0,05
MTW	-0,87	-0,55	-0,52	-0,53	-0,60	-0,48	0,98	**1,00**	0,86	0,89	1,00	0,01
MTK	-0,85	-0,30	-0,38	-0,21	-0,42	-0,19	0,94	0,86	**1,00**	1,00	0,86	-0,14
TS_DJF	-0,86	-0,33	-0,40	-0,25	-0,45	-0,22	0,96	0,89	1,00	**1,00**	0,89	-0,12
TS_JJA	-0,88	-0,55	-0,54	-0,52	-0,61	-0,48	0,98	1,00	0,86	0,89	**1,00**	-0,01
SO	0,17	-0,13	0,02	-0,23	0,00	-0,21	-0,05	0,01	-0,14	-0,12	-0,01	**1,00**

(Mittlerer Jahresniederschlag im Winterhalbjahr November–April, Abb. 6) noch die besten Werte auf.

Auch die Werte für Sommerniederschlag (NDSO, Mai–Oktober, Abb. 7) sowie die jährlichen Durchschnittswerte für den niederschlagsreichsten (NDFM) und trockensten (NDTM) Monat liegen in einem vergleichbaren Bereich, was aber natürlich auch durch die starke Interkorrelation aller Niederschlagswerte zu erklären ist (siehe Tab. 2).

Deutlich niedrigere Erklärungsanteile der Gesamtvarianz liefern die untersuchten Temperaturparameter (mittlere Jahrestemperatur, mittlere Temperaturen des kältesten und wärmsten Jahresmonats, mittlere Temperatursummen über die Monate Dezember–Februar bzw. Juni–August), die sich im Bereich zwischen 2 und 7 % bewegen. Ähnliches gilt auch für die Parameter Mittlere Höhenlage (DHM) und mittlere jährliche Sonnenscheindauer (SO), der erklärte Varianzanteil liegt hier bei 4 bzw. 6 %. Im Falle der Höhenlage liegt dabei eine relativ starke negative Interkorrelation dieses Parameters mit der mittleren Jahrestemperatur vor, weshalb auch die Beträge der Regressionskoeffizienten ähnliche Werte aufweisen.

Da eine gesonderte Betrachtung der einzelnen Parameter in den durchgeführten einfachen Regressionsanalysen also keine Hinweise auf eine direkte Steuerung der Verteilung der Artenvielfalt durch einen Faktor allein liefern konnte, wurde zusätzlich eine multiple lineare Regression durchgeführt, deren Ergebnisse in Tab. 3 zusammengestellt sind. Die multiple Regressionsanalyse unter Verwendung aller 12 untersuchten Parameter mit den Gesamtartenzahlen als abhängiger Variable liefert einen Erklärungsanteil an der Gesamtvarianz von 24 %. Ein solcher Zusammenhang ist zwar immer noch als schwach zu bezeichnen, liegt aber doch deutlich über dem Niveau der oben beschriebenen Einfachregressionen. Auch bei Ausschluss der Parameter DHM, MAP, NDWI und NDFM ergibt sich noch ein Bestimmtheitsmaß von 0,23, also nur unwesentlich geringer als bei Einbeziehung aller Parameter.

In Tab. 3 sind weitere Kombinationen von Parametern und die entsprechenden Regressionskoeffizienten aufgelistet. Diese Kombinationen wurden durch sukzessi-

Tab. 3. Ergebnisse der multiplen linearen Regressionsanalyse unter Verwendung unterschiedlicher Parameter-Kombinationen („–“ steht dabei dafür, dass dieser Parameter nicht verwendet wurde; die Zahl gibt den Koeffizienten in der Gleichung der multiplen linearen Regression an). – Parametererklärung siehe Tab. 1.

Parameter	Koeffizienten								
DHM	0,08	–	–	–	–	–	–	–	–
MAP	1,54	–	–	–	–	–	–	–	–
NDSO	-12,86	-3,65	-1,93	0,22	-1,70	-1,52	0,22	–	–
NDWI	-10,67	–	–	–	–	–	–	–	–
NDFM	-0,08	–	–	–	–	–	–	–	–
NDTM	4,22	2,28	–	–	–	–	–	-1,86	-1,90
MAT	590,93	646,41	546,02	425,35	481,87	32,17	–	–	–
MTW	361,87	385,37	286,22	–	–	–	–	–	–
MTK	363,43	340,26	287,09	306,25	–	–	–	12,50	–
TS_DJF	-223,00	-226,71	-185,15	-174,80	-71,56	-6,62	–	–	–
TS_JJA	-205,33	-223,63	-181,28	-63,87	-85,85	–	–	–	3,76
SO	0,35	0,38	0,32	0,44	0,37	0,43	0,43	–	–
Intercept	-619,78	-605,49	-112,63	-155,46	354,23	-290,15	-1,98	419,37	452,19
R	0,49	0,48	0,47	0,45	0,43	0,41	0,40	0,35	0,35
Erklärter Varianzanteil R^2	0,24	0,23	0,22	0,20	0,19	0,17	0,16	0,13	0,12

ve Eliminierung der Parameter mit dem geringsten Erklärungsanteil in der Gesamtregression definiert und stellen somit die bestmöglichen Gruppierungen dar. Bei einer Reduzierung der Parameter tritt erwarteterweise eine Verschlechterung des Regressionszusammenhangs ein. Als beste Zweier-Kombination von Parametern erscheinen Sommerniederschlag und Sonnenscheindauer, die zusammen immerhin noch 16 % der Gesamtvarianz erklären. Weiter können unter Hinzunahme von MAT und TS_DJF als Temperatursumme über die Monate Dezember, Januar und Februar 17 % erklärt werden; diese Zusammenstellung ist damit die aussagekräftigste Kombination von vier Parametern. Weiterhin fällt die offensichtlich relativ große Bedeutung des Parameters Sommerniederschlag (NDSO) auf, der in nahezu allen Kombinationen einen großen Beitrag zum erklärten Varianzanteil liefert. Auch die Sonnenscheindauer (SO) tritt in den meisten der dargestellten Gruppierungen als aussagekräftiger Parameter auf.

Die Abbildungen 8 und 9 zeigen einen Vergleich zwischen der tatsächlichen Verteilung der Gesamtartenzahlen im Untersuchungsgebiet und zwei der berechneten Vorhersagemodelle, die ausgehend von den Regressionsgleichungen die erwartete Biodiversität prognostizieren. Modell 1 (Abb. 8) liegt dabei die lineare Regressionsanalyse mit allen der 12 verwendeten Parameter zugrunde, bei Modell 2 (Abb. 9) wurde die oben erwähnte beste Vierer-Kombination aus NDSO, SO, MAT und TS_DJF verwendet.

Betrachtet wurde dabei das Verhältnis der Differenz zwischen tatsächlicher Gesamtartenzahl und Vorhersage des Regressionsmodells zur tatsächlichen Gesamtartenzahl, angegeben in Prozent und jeweils wiederum bezogen auf die Grundeinheit

Tab. 4. Ergebnisse der multiplen nicht-linearen Regressionsanalyse unter Verwendung unterschiedlicher Parameter-Kombinationen; ✔ = bei der Analyse berücksichtigt, – = bei der Analyse unberücksichtigt. – Parametererklärung siehe Tab. 1.

Parameter				
DHM	✔	–	–	–
MAP	✔	–	–	–
NDSO	✔	✔	✔	✔
NDWI	✔	–	–	–
NDFM	✔	–	–	–
NDTM	✔	✔	–	–
MAT	✔	✔	✔	✔
MTW	✔	✔	✔	–
MTK	✔	✔	✔	–
TS_DJF	✔	✔	✔	✔
TS_JJA	✔	✔	✔	–
SO	✔	✔	✔	✔
R	0,56	0,51	0,48	0,42
Erklärter Varianzanteil R^2	**0,31**	**0,26**	**0,23**	**0,18**

Messtischblattquadrant. Negative Werte bedeuten somit eine Überschätzung der Gesamtartenzahl durch das gerechnete Modell, während positive auf eine geringere vorhergesagte Zahl an Arten als tatsächlich vorhanden schließen lassen. Wie erwartet können dabei vor allem die Extreme des Wertespektrums nur sehr schlecht wiedergegeben werden; so finden sich die betragsmäßig größten Abweichungen der Modelle von der Wirklichkeit in den Zentren der Artenvielfalt rund um die Ballungsräume sowie in den besonders artenarmen Gebieten des Schwarzwaldes. Durch eine Verwendung aller Parameter, wie in Modell 1 (Abb. 8) praktiziert, kann die Vorhersage mit den gegebenen Daten der Realität zwar am besten angenähert werden, der Fehler ist aber, wie nach den Ergebnissen der Regressionsanalyse zu erwarten, immer noch beträchtlich.

Abschließend wurden einige Parameter-Kombinationen einer nicht-linearen Regressionsanalyse unterzogen. Tab. 4 zeigt die Ergebnisse, die durch ein einfaches quadratisches Regressionsmodell unter Verwendung bestimmter Parameter-Kombinationen erzielt werden konnten. Wie im Fall der linearen Regression wurden auch hier bei der Zusammenstellung dieser Kombinationen jeweils die Einzelparameter mit geringer Aussagekraft sukzessive entfernt. Bei Berücksichtigung aller 12 Parameter können dabei 31 % der Gesamtvarianz erklärt werden; dieser Anteil konnte so also im Vergleich zur linearen Regression mit denselben Parametern deutlich um etwa 7 % erhöht werden. Bei kleineren Parameter-Sets fällt der Unterschied geringer aus; die Vierer-Kombination aus NDSO, SO, MAT und TS_DJF erfährt durch Verrechnung in einem solchen nicht-linearen Modell eine Verbesserung des erklärten Varianzanteils von lediglich 1 %, was keine signifikante Verbesserung darstellt.

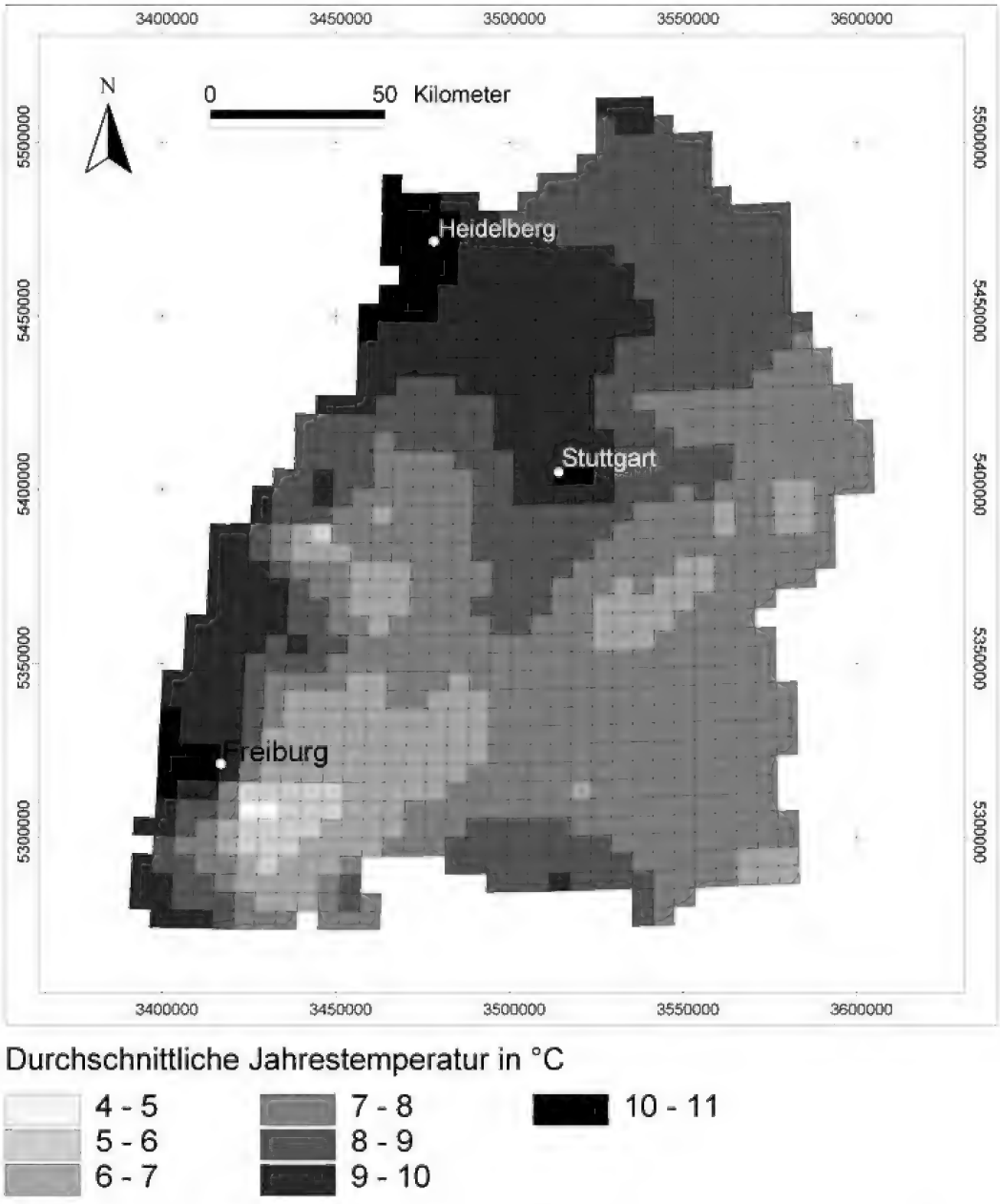

Abb. 3. Mittlere durchschnittliche Jahrestemperatur (MAT) in °C (Periode 1961–1990), berechnet aus Daten von 85 Klimastationen des Deutschen Wetterdienstes (DWD).

5 Diskussion

Durch die vorliegende Studie können einige wichtige Erkenntnisse über die Bedeutung des Klimas und der Höhenlage für die Verteilung der Artenvielfalt von Gefäßpflanzen auf regionalem Maßstab gewonnen werden.

Die durchgeführten linearen Einfachregressionen, bei denen der Einfluss der einzelnen abiotischen Parameter auf die Verteilung der Gesamtartenzahlen von Ge-

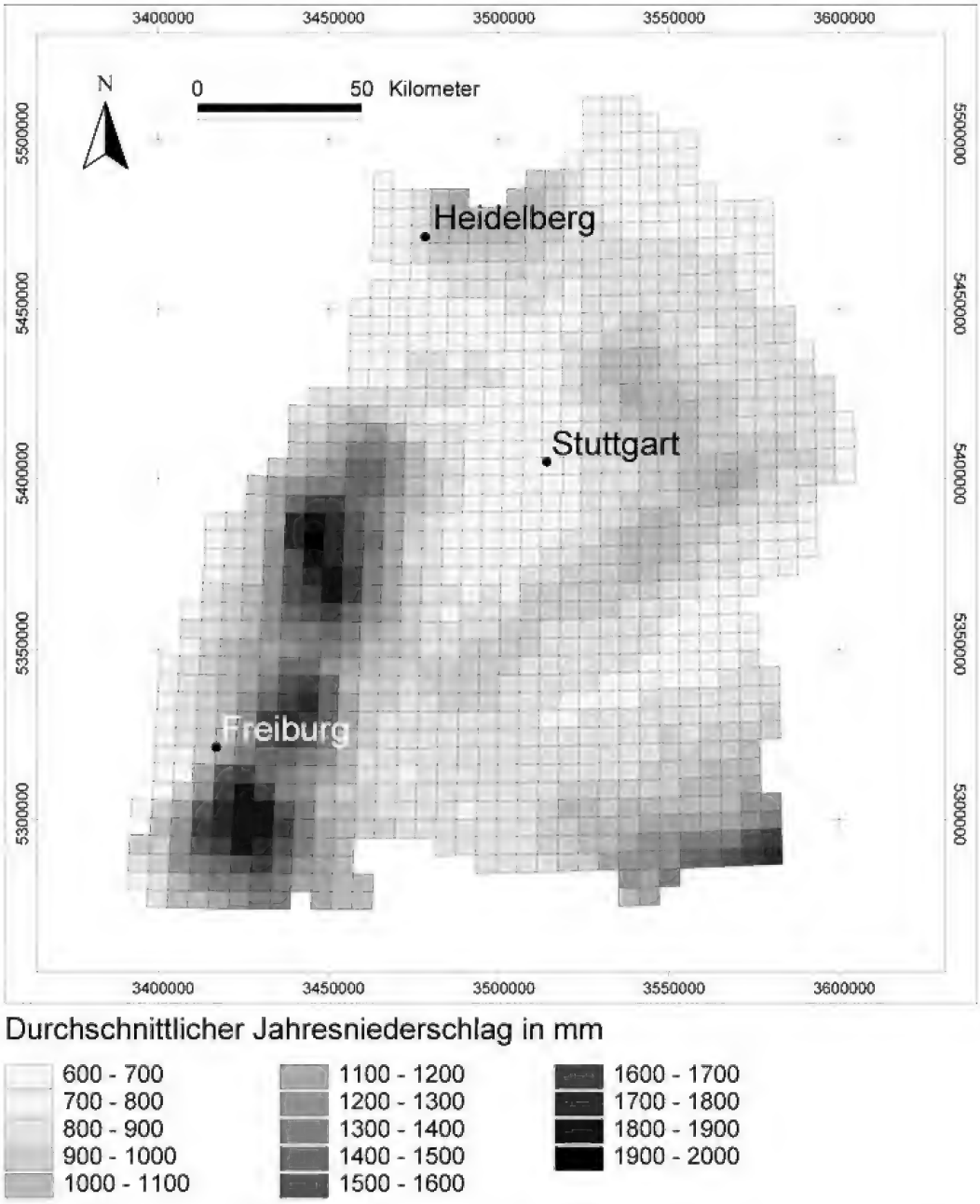

Abb. 4. Mittlerer durchschnittlicher Jahresniederschlag (MAP) in mm (Periode 1961–1990), berechnet aus Daten von 748 Klimastationen des Deutschen Wetterdienstes (DWD).

fäßpflanzen in Baden-Württemberg untersucht wurde, machen deutlich, dass ein Parameter allein nur einen sehr geringen Anteil der Gesamtvarianz erklären kann (vgl. Tab. 1). Zwar fallen dabei auch die Koeffizienten der Regressionen der stark miteinander interkorrelierten Niederschlags-Parameter in den Bereich eines sehr schwachen Zusammenhangs; dennoch erweisen sich Mittlerer Jahresniederschlag (MAP), Mittlerer Niederschlag im Winterhalbjahr (NDWI), Mittlerer Niederschlag

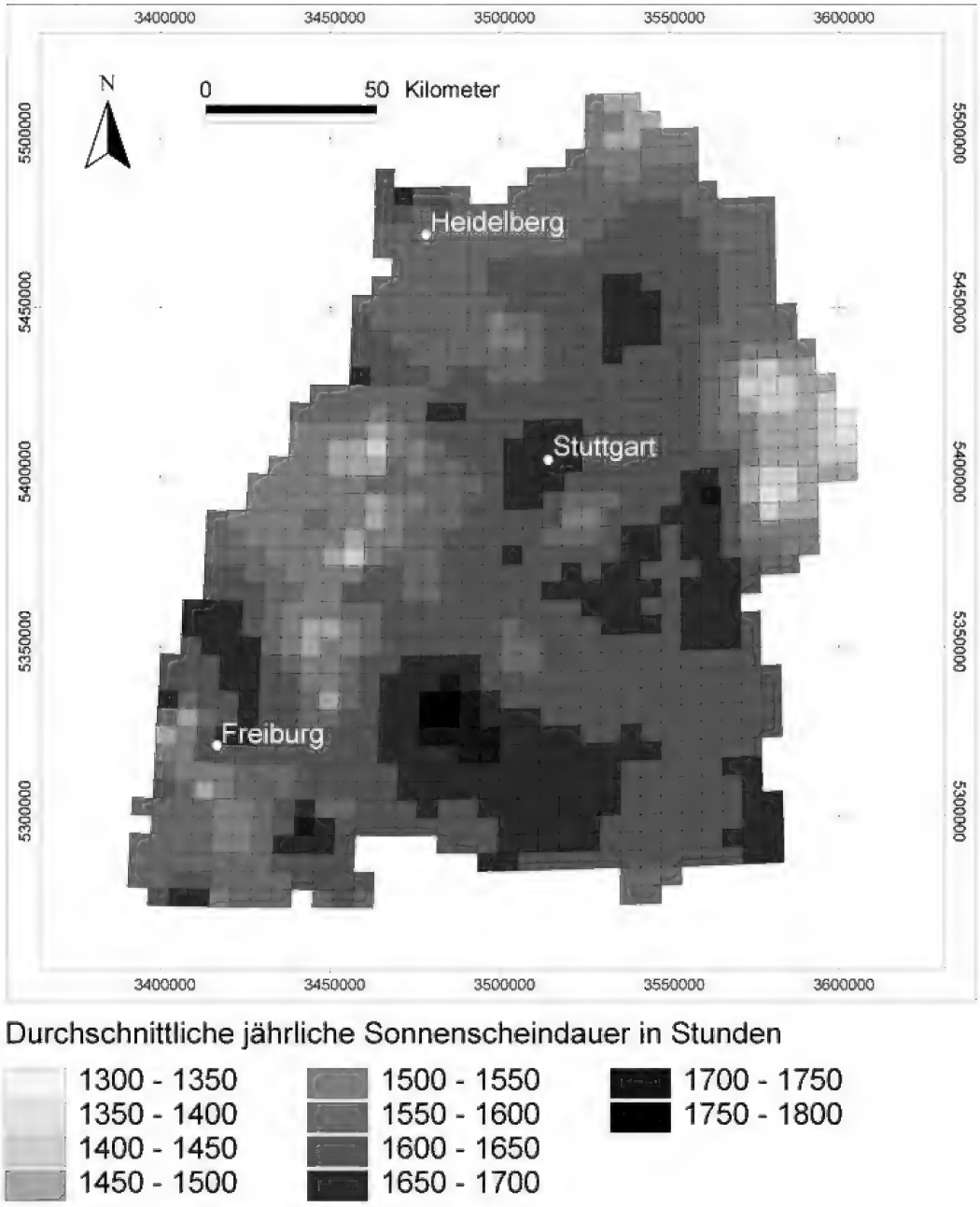

Abb. 5. Mittlere durchschnittliche jährliche Sonnenscheindauer (SO) in Stunden (Periode 1961–1990), berechnet aus Daten des Deutschen Wetterdienstes (DWD).

im Sommerhalbjahr (NDSO) sowie Mittlerer Niederschlag des trockensten Monats (NDTM) und Mittlerer Niederschlag des feuchtesten Monats (NDFM) noch als die aussagekräftigsten Einzelparameter.

Im Gegensatz dazu entfällt ein deutlich geringeres Erklärungspotential auf die Temperatur-Parameter. Es fällt auf, dass die Temperatur-Parameter MAT, MTW, MTK, TS_JJA und TS_DJF eine relativ geringe Rolle bei der Erklärung der Artenvielfalt aller Gefäßpflanzen in Baden-Württemberg zu spielen scheinen. Zwar haben

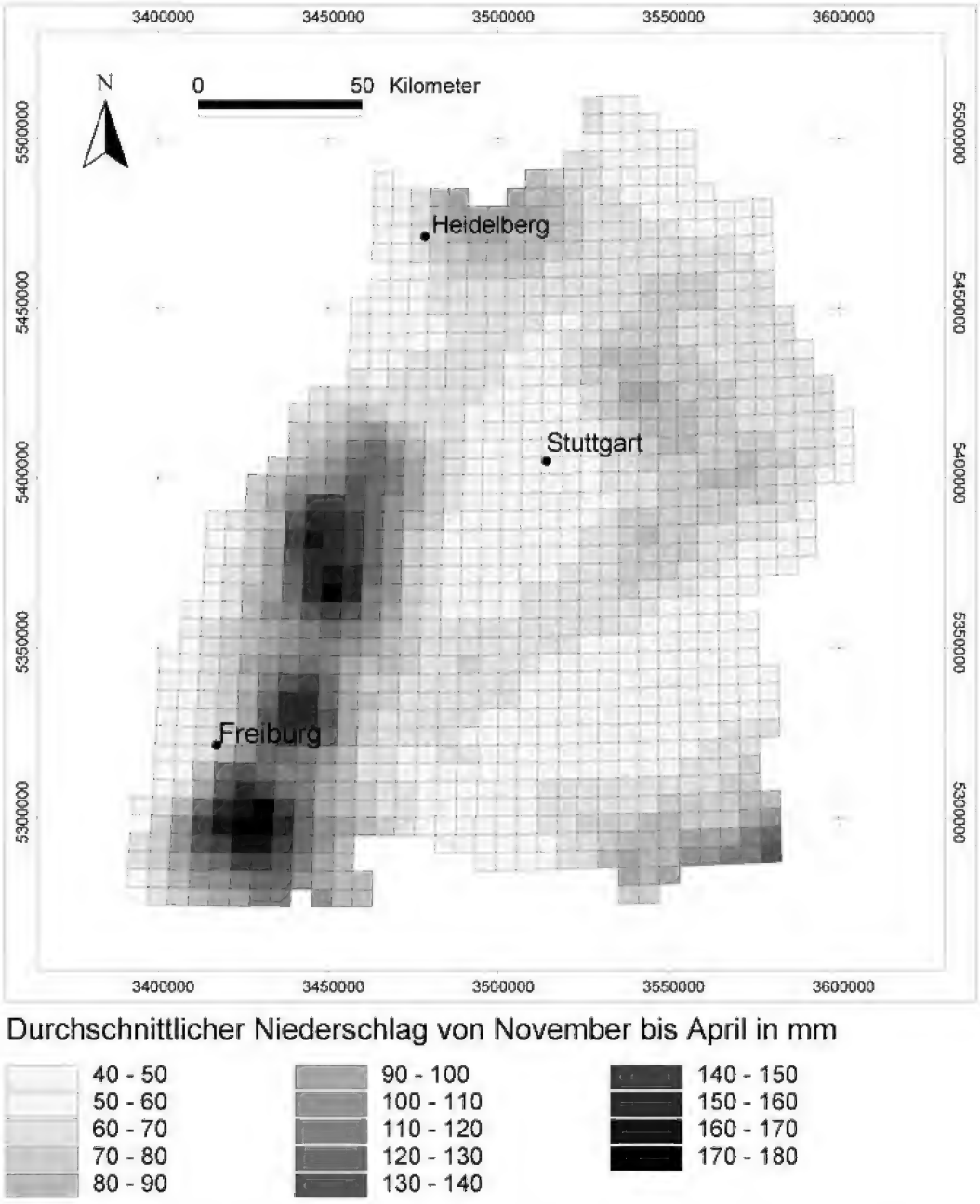

Abb. 6. Mittlerer durchschnittlicher Niederschlag im Winterhalbjahr von November–April (NDWI) in mm (Periode 1961–1990), berechnet aus Daten von 748 Klimastationen des Deutschen Wetterdienstes (DWD).

diese Parameter eine große Bedeutung für die physiologischen Prozesse der einzelnen Art, eine Steuerung der Biodiversität aller Gefäßpflanzen durch die Temperatur lässt sich hier aber nicht feststellen. Dieses Ergebnis steht im Widerspruch zu einigen anderen Studien. So weist eine Untersuchung für die Schweiz auf eine relativ große Bedeutung der Temperatur-Parameter für die Erklärung der Pflanzendiversität hin (WOHLGEMUTH 1998). Gründe für dieses abweichende Ergebnis liegen unter ande-

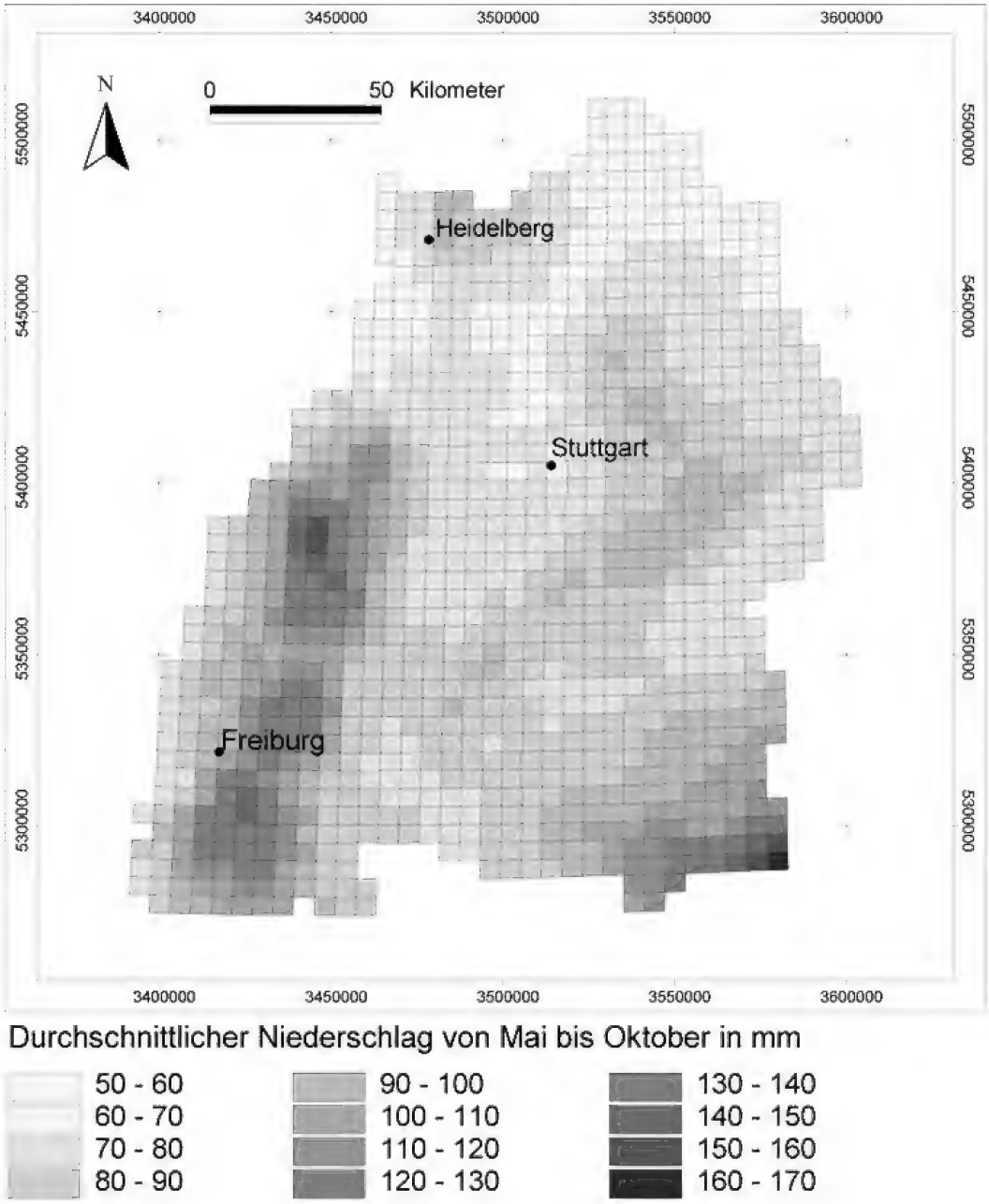

Abb. 7. Mittlerer durchschnittlicher Niederschlag im Sommerhalbjahr von Mai–Oktober (NDSO) in mm (Periode 1961–1990), berechnet aus Daten von 748 Klimastationen des Deutschen Wetterdienstes (DWD).

rem darin, dass in der genannten Studie auf eine auf phänologischen Beobachtungen basierende Temperatur-Karte zurückgegriffen wurde, die durch Einbeziehung von Beobachtungen auf kleinräumigem Maßstab gerade lokale Klimaverhältnisse besser abbilden kann; auch waren dort weitere Umweltparameter, wie etwa die Heterogenität der Landschaft, miteinbezogen worden. Das Ziel der hier unternommenen Untersuchung war es aber im Wesentlichen, den Einfluss von langfristigen und

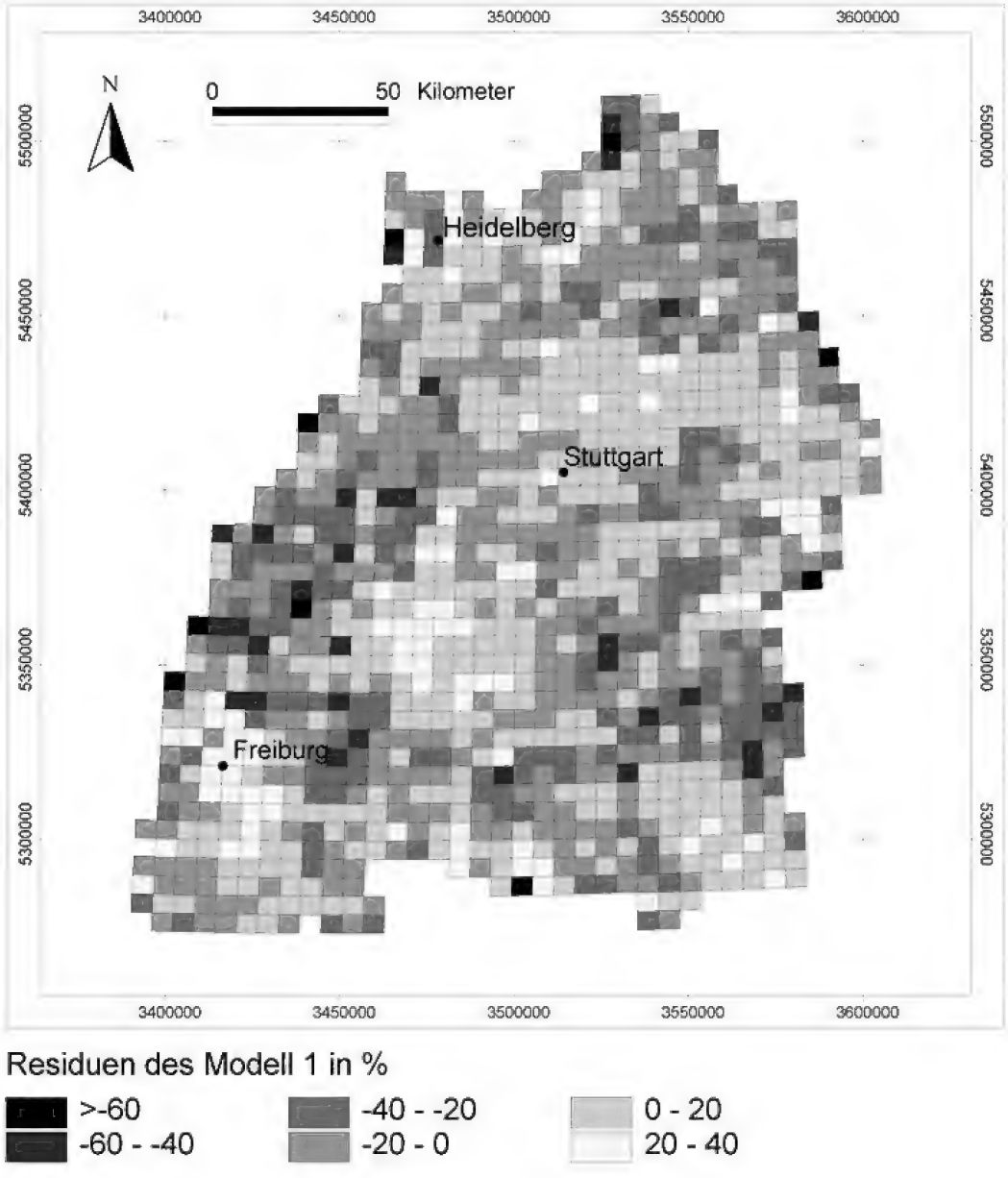

Abb. 8. Residuen der durch Regressionsmodell 1 berechneten Gesamtartenzahl unter Verwendung aller 12 Parameter in Prozent (bezogen auf die tatsächlichen Artenzahlen); negative Werte zeigen eine Überschätzung, positive eine Unterschätzung der Artenzahl an.

großräumigen Klimaverhältnissen auf die regionale Verteilung der Artenvielfalt zu quantifizieren. Für eine erste Abschätzung dieses Einflusses erscheinen langjährig gemittelte Klimawerte am praktikabelsten.

Darüber hinaus wurden neben den hier diskutierten Analysen, bei denen für die jeweiligen Parameterausprägungen die Mittelwerte pro MTBQ berücksichtigt wurden, weitere Untersuchungen anhand des Coefficient of Variation (CV) durchgeführt, durch den unabhängig von der Skalierung der Parameter eine bessere Vergleichbarkeit der relativen Variabilitäten erzielt werden kann. Diese Analysen erga-

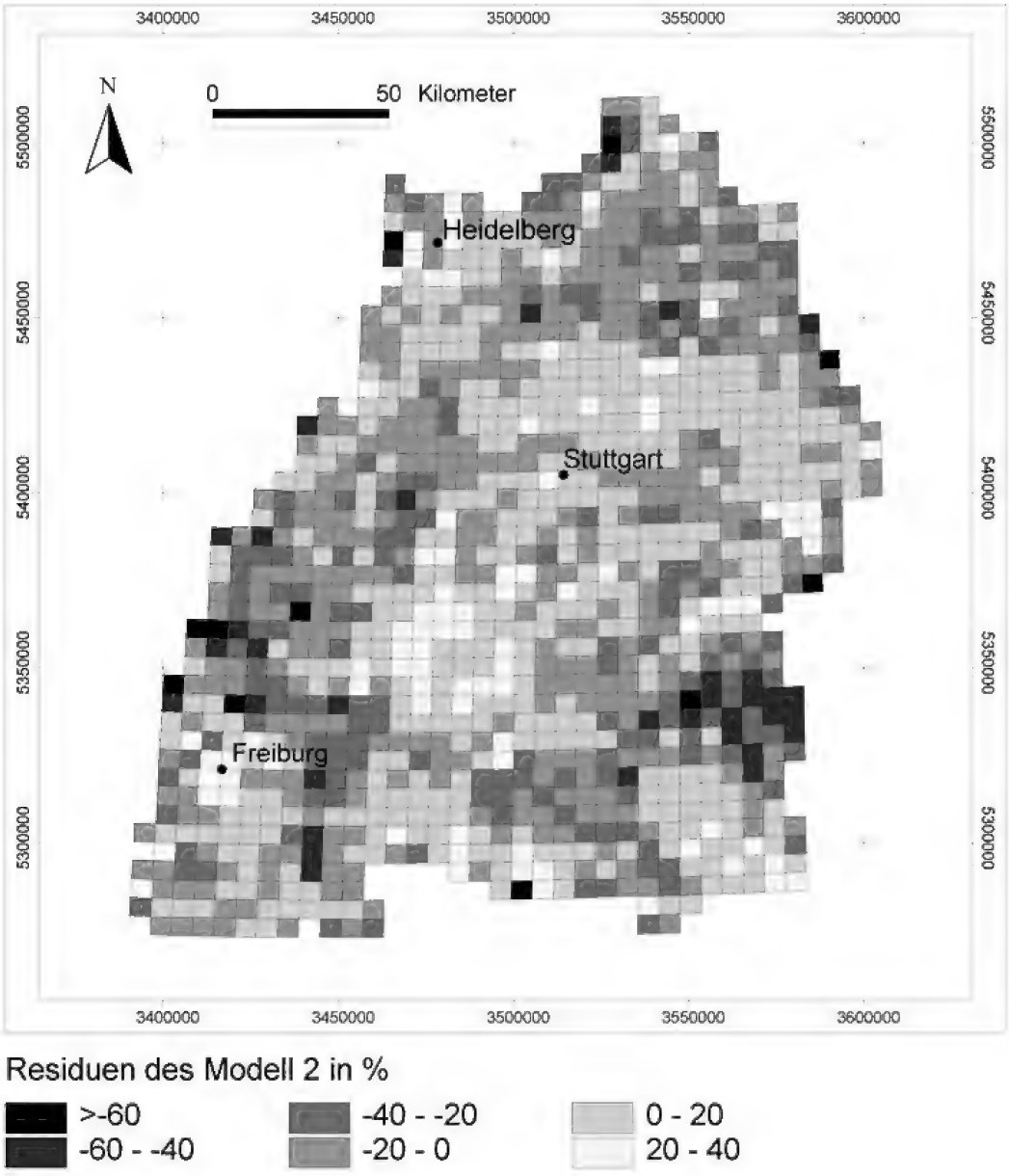

Abb. 9. Residuen der durch Regressionsmodell 2 berechneten Gesamtartenzahl unter Verwendung der Parameter NDSO, SO, MAT und TS_DJF in Prozent (bezogen auf die tatsächlichen Artenzahlen); negative Werte zeigen eine Überschätzung, positive eine Unterschätzung der Artenzahl an.

ben aber in jeder Hinsicht vergleichbare Ergebnisse, weswegen der Mittelwert für diese Studie als geeignetes statistisches Maß erachtet wurde.

Durch Hinzunahme anderer Parameter und ihrer Verrechnung in Form einer multiplen Regressionsanalyse konnte das Erklärungspotenzial verbessert werden. Dabei zeigt sich ein ähnliches Bild für den Fall der linearen wie auch den der nichtlinearen multiplen Regression. Offensichtlich wird der vorhandene Artenreichtum von mehreren Klima-Parametern mitbestimmt.

Gerade der Niederschlag im Sommerhalbjahr (NDSO) erscheint in der Kombination mit anderen als besonders wichtiger Parameter, mit höherem Sommerniederschlag finden sich tendenziell geringere Gesamtartenzahlen wieder. Eine Erklärung dieses Zusammenhangs lässt sich in der räumlichen Verteilung der im Untersuchungsgebiet gegebenen Niederschlagsverhältnisse vermuten. So liegen die Bereiche besonders hoher Niederschläge auch in den Gebieten, in denen menschliche Nutzung in besonders intensivem Maß betrieben wird, was zu einer Verarmung an Arten beitragen kann. Als Beispiel ist der niederschlagsreiche Bereich des Schwarzwaldes zu nennen, in dem wie bereits erwähnt Fichten-Monokulturen über weite Gebiete die Vegetation bestimmen, wo darüber hinaus aber sicher auch die i. d. R. sauren Böden zur relativen Artenarmut beitragen. Geringe Wasserverfügbarkeit stellt außerdem in typischerweise eher artenreichen Trockenhabitaten einen bedeutenden Faktor für das Vorkommen vieler konkurrenzschwacher Arten mit besonderen ökologischen Strategien zur Wassernutzung dar, die in feuchten Regionen von dominanten Generalisten verdrängt werden. Solche Trockenhabitate sind in niederschlagsreichen Gebieten naturgemäß seltener; hierin lässt sich also ein weiterer Grund für die negative Korrelation von Sommerniederschlägen und Gesamtartenzahl vermuten.

Die Sonnenscheindauer (SO) scheint im Zusammenspiel mit anderen Parametern ebenfalls einen relativ großen Einfluss auf die Verteilung der Gesamtartenzahlen zu haben. Augenscheinlich ermöglicht eine hohe Strahlungsenergie relativ vielen Arten gute Wachstumsbedingungen, während bei geringer einfallender Strahlung ein stärkerer Verdrängungswettbewerb zwischen den Arten und damit ein Bestehen weniger besonders gut angepasster Arten ermöglicht wird. Zu beachten ist hier aber der Zusammenhang zwischen der gemessenen Sonnenscheindauer und der Ausprägung anderer Parameter. So fällt die räumliche Verteilung der Bereiche hoher Sonnenscheindauer auch mit einigen Gebieten mit hohen Jahresniederschlägen zusammen. Der vermutete ökologische Zusammenhang zwischen hohen Niederschlägen und geringen Gesamtartenzahlen wurde aber bereits oben erwähnt, so dass die Sonnenscheindauer möglicherweise nur sekundär als steuernder Parameter der Artenvielfalt zu betrachten ist. Des Weiteren fallen auch hier Bereiche mit besonders wenigen jährlichen Sonnenstunden in den Bereich des Schwarzwaldes, wo die Gründe der relativen Artenarmut eher in den Nutzungsformen und der anthropogenen Überprägung zu vermuten sind. Darüber hinaus spielen sicher auch andere hier noch nicht untersuchte physische Parameter wie die Geologie der einzelnen Teilgebiete oder die Bodenbeschaffenheit eine wichtige Rolle.

Auch bei der multiplen linearen Regressionsanalyse fällt auf, dass die Temperatur-Parameter MAT, MTW, MTK und TS_JJA ein eher geringes Erklärungspotential für die Verteilung der Artenvielfalt zu haben scheinen. Durch Hinzunahme dieser Faktoren kann das Ergebnis der Analysen nicht wesentlich verbessert werden. Die Temperatursumme über die Wintermonate (TS_DJF) tritt zwar in mehreren der dargestellten Kombinationen auf und scheint dort mit der Gesamtartenzahl negativ korreliert zu sein; dieser Effekt ist aber vermutlich vor allem auf Interkorrelationen mit den jeweils anderen verwendeten Parametern zurückzuführen, da in der linearen Einfachregression noch ein schwach positiver Zusammenhang zwischen TS_DJF und Gesamtartenzahl festgestellt worden war.

In den versuchsweise durchgeführten Vorhersagemodellen mit allen der bisher untersuchten Parameter bzw. der erklärungsstärksten Vierer-Kombination zeigt sich

aber deutlich, dass allein auf den bisher untersuchten abiotischen Parametern basierend sich keine zufriedenstellende Annäherung an tatsächliche Gegebenheiten erzielen lässt. Die Extreme der Verteilung, also Bereiche mit besonders hohen und besonders niedrigen Gesamtartenzahlen, lassen sich durch die untersuchten Parameter nur unzureichend erklären; der Fehler ist dabei insgesamt noch groß. Durch Regressionsmodell 1 (vgl. Abb. 8), also bei einer Einbeziehung aller 12 untersuchten Parameter, lässt sich das tatsächliche Muster der Artenverteilung im Untersuchungsraum zwar noch am besten annähern und die Zahl der Quadranten mit besonders hoher Abweichung minimieren, doch auch hier ist die Übereinstimmung nur in den Bereichen mittlerer Gesamtartenzahlen zufriedenstellend. Klimatische Bedingungen also, die auf globalem Maßstab betrachtet als steuernde Parameter der Verbreitung von Arten und der Verteilung von Artenvielfalt fungieren und gerade auch die Ausdehnung von Vegetationszonen mitbestimmen, haben auf regionaler Ebene zwar einen gewissen Einfluss auf die Biodiversität, können aber bei weitem keine hinreichenden Erklärungen liefern. Andere Parameter scheinen also einen ähnlich großen oder größeren Effekt zu haben. Neben Geologie und Böden stehen dabei besonders anthropogene Einflüsse wie die Auswirkungen von Landschaftsfragmentierung und Inselbildung sowie landwirtschaftliche Eingriffe im Verdacht, die Artenvielfalt und das Artenspektrum maßgeblich mitzubestimmen (Duelli & Obrist 2003).

Eine Interpretation des Verteilungsmusters von Gefäßpflanzen in Baden-Württemberg führt zu dem Schluss, dass die Zentren der Artenvielfalt nicht hauptsächlich von den in der Studie untersuchten Parametern abhängen, sondern nicht zuletzt mit dem Ausmaß menschlicher Aktivität in Verbindung stehen. So finden sich Bereiche mit hohen Gesamtartenzahlen vor allem in den urbanen Ballungsräumen, also Gebieten, in denen ein hoher Anteil an Neophyten zu vermuten ist, die auf künstlich geschaffenen Ruderalstandorten im städtischen Bereich eine große Verbreitungsmöglichkeit haben (Klotz 1990). Eine entsprechende Diskontinuität der untersuchten abiotischen Faktoren ließ sich hier jedenfalls nicht feststellen. Dennoch stellen die genauen Ursachen der Verteilung dieser Zentren der Artenvielfalt sicher einen Gegenstand weiterer Studien dar. Des Weiteren fallen viele der Bereiche mit besonders niedrigen Gesamtartenzahlen mit Gebieten zusammen, in denen der Mensch durch intensive Bewirtschaftung zu einer künstlichen Verarmung an Arten und Artengruppen beigetragen hat. So sind Regionen wie der Schwarzwald beispielsweise durch intensive Forstwirtschaft geprägt; in den so entstandenen Fichten-Monokulturen verschwanden für viele der früher heimischen Arten die ökologischen Nischen. Auch der Ackerbau hat sicher in vielen Gebieten, so z. B. südlich von Ulm, zu einer Verminderung der Diversität geführt. Diese Zusammenhänge zwischen anthropogener Aktivität in Form von Besiedlung oder Bewirtschaftung und den Extremen des Wertespektrums der Artenvielfalt lassen also eine Schlüsselfunktion des Menschen bei der Verteilung von Arten und der Zusammensetzung der Biodiversität im Untersuchungsgebiet vermuten.

6 Zusammenfassung und Ausblick

Die Ergebnisse der hier vorgestellten Studie bestätigen die Tatsache, dass die Ursachen der Verteilung von Arten und die kausalen Zusammenhänge zwischen der Biodiversität und den abiotischen Umweltparametern eines Raumes nach wie vor

ein schwieriges Problem darstellen. Aussagekräftige Vorhersagemodelle, die auf diesen Parametern beruhen, und übergeordnete klimatische Steuerungsfaktoren lassen sich demnach auch auf regionalem Maßstab durch diese Untersuchung nicht eindeutig definieren.

Bei einer Betrachtung der räumlichen Verteilung der Pflanzendiversität in Baden-Württemberg lässt sich ein räumliches differenziertes Muster beschreiben. Eine Interpretation dieses Musters führt zu dem Schluss, dass sich die Zentren der Artenvielfalt im Wesentlichen um urbane Ballungsgebiete wie Stuttgart, Karlsruhe oder Heidelberg konzentrieren, wohingegen die Bereiche geringer Diversität vornehmlich in der Gegend des Schwarzwaldes im Westen des Untersuchungsgebietes liegen.

Eine erste statistische Analyse der Diversitätsverteilung durch lineare Einfachregression mit einzelnen abiotischen Parametern zu Klima und Höhenlage erbrachte nur sehr schwache Korrelationswerte, wobei die Niederschlagswerte noch den stärksten Zusammenhang und damit das größte Erklärungspotenzial lieferten. Durch lineare und nicht-lineare multiple Regressionsanalysen lassen sich die erklärten Anteile an der Gesamtvarianz zwar erhöhen, doch auch dann ergibt sich nur ein schwacher Zusammenhang zwischen Artenvielfalt und abiotischen Rahmenbedingungen.

Grundsätzlich lässt sich sagen, dass die untersuchten Parameter allein sicher nicht zu einer Beschreibung und Erklärung der Verteilung von Biodiversität dienen können. Neben Klima und Höhe müssen auch andere physische Parameter wie Art und Vielfalt der Böden oder die geologischen Gegebenheiten miteinbezogen werden. Es hat sich außerdem gezeigt, dass gerade in einem so stark vom Menschen beeinflussten und anthropogen geprägten Gebiet wie dem Südwesten Deutschlands andere Faktoren eine große Bedeutung einnehmen. In diesem Zusammenhang spielen z.B. die Fragmentierung der Landschaft oder unterschiedliche Landnutzungstypen eine entscheidende Rolle bei der Steuerung der Diversitätsmuster. Auch wenn klimatische und andere abiotische Faktoren sicher die beobachteten Muster zu einem Teil mitbestimmen, wird eine Untersuchung dieser anthropogenen Faktor-Sets der Gegenstand weiterer Untersuchungen sein müssen.

Auch wurden im Rahmen dieser Studie im Wesentlichen über mehrere Jahrzehnte gemittelte Werte der einzelnen Parameter verwendet. Die mögliche Auswirkung klimatischer Extrem-Ereignisse und einer großen zeitlichen und räumlichen Variation der Werte innerhalb einer Untersuchungseinheit blieben dabei unberücksichtigt. Auch hier können kommende Untersuchungen weitere Erkenntnisse liefern.

Darüber hinaus werden nicht alle Pflanzengruppen von den gleichen Parametern in gleicher Weise beeinflusst. Da die bisherige Untersuchung die Gesamtheit aller vorgefundenen Gefäßpflanzenarten berücksichtigte, kann in einem weiteren Schritt eine differenzierte Betrachtung ausgewählter Gruppen (z.B. Neophyten, unterschiedliche RAUNKIAER'sche Wuchstypen, bestimmte systematische Einheiten) durchgeführt werden. Abschließend kann also festgehalten werden, dass zu einer umfassenderen Beschreibung eines so komplexen Sachverhaltes wie der Zusammensetzung und Verteilung von Artenvielfalt auch eine umfassendere Untersuchung größerer Sets von Parametern durchgeführt werden muss, einzelne Faktoren wie die hier untersuchten können sicher nicht als solide Erklärungsgrundlage dienen.

7 Literatur

DEUTSCHEWITZ, K., LAUSCH, A., KÜHN, I. & KLOTZ, S. (2003): Native and alien plant species richness in relation to spatial heterogeneity on a regional scale in Germany. – Global Ecology & Biogeography **12**: 299–311.

DUELLI, P. & OBRIST, M. K. (2003): Regional biodiversity in an agricultural landscape: the contribution of seminatural habitat islands. – Basic and applied Ecology **4**: 129–138.

FRANCIS, A. P. & CURRIE, D. J. (2003): A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. – American Naturalist **161**: 523–536.

GUISAN, A. & ZIMMERMANN, N. E. (2000): Predictive habitat distribution models in ecology. – Ecological Modelling **135**: 147–186.

GUSTAFSON, E. J. (1998): Quantifying landscape spatial patterns: what is the state of the art? – Ecosystems **1**: 143–156.

HAEUPLER, H. (1974): Statistische Auswertung von Punktrasterkarten der Gefässpflanzenflora Süd-Niedersachsens. – Scripta geobotanica **8**: 141 S.; Göttingen (Goltze).

HAEUPLER, H. & VOGEL, A. (1999): Plant diversity in Germany: a second review. – Acta Botanica Fennica **162**: 55–59.

HUTCHINSON, G. E. (1959): Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? – American Naturalist **93**: 145–159.

JENKS, G. F. (1963): Generalizations in statistical mapping. – Annals of the Association of American Geographers **53**: 15–26.

KLOTZ, S. (1990): Species/area and species/inhabitants relations in European cities. – In: SUKOPP, H., HEJNÝ, S. & KOWARIK, I. (Hrsg.): Urban ecology: plants and plant communities in urban environments, S. 99–103; The Hague (SPB Academic Publishing).

KREBS, J. R., WILSON, J. D., BRADBURY, R. B. & SIRIWARDENA, G. M. (1999): The second silent spring? – Nature **400**: 611–612.

MÄDER, P., FLIESSBACH, A., DUBOIS, D., GUNST, L., FRIED, P. & NIGGLI, U. (2002): Soil fertility and biodiversity in organic farming. – Science **296**: 1694–1697.

MÜHR, B. (1996): Einfluss der Topographie auf die Niederschlagsverteilung in Baden-Württemberg, 196 S. – Unveröffentlichte Diplomarbeit; Institut für Meteorologie und Klimaforschung der Universität Karlsruhe (TH).

SEBALD, O., SEYBOLD, S. & PHILIPPI, G. (Hrsg.) (1990–1992): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden Württembergs **1**: 613 S, **2**: 442 S., **3**: 483 S., **4**: 362 S.; Stuttgart (Eugen Ulmer).

SEBALD, O., SEYBOLD, S., PHILIPPI, G. & WÖRZ, A. (Hrsg.) (1996–1998): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs **5**: 539 S., **6**: 577 S., **7**: 595 S., **8**: 540 S.; Stuttgart (Eugen Ulmer).

SHMIDA, A. & WILSON, M. V. (1985): Biological determinants of species diversity. – Journal of Biogeography **12**: 1–20.

TAPLIN, J. R. D. & LOVETT, J. C. (2003): Can we predict centres of plant species richness and rarity from environmental variables in sub-Saharan Africa? – Botanical Journal of the Linnean Society **142**: 187–197.

THIENEMANN, A. (1956): Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur, 153 S.; Hamburg (Rowohlt).

TURNER, M. G. & GARDNER, R. H. (Hrsg.) (1990): Quantitative methods in landscape ecology: the analysis and interpretation of landscape heterogeneity, 536 S.; New York, Berlin, Heidelberg, Berryville (Springer).

WARREN, M. S., HILL, J. K., THOMAS, J. A., ASHER, J., FOX, R., HUNTLEY, B., ROY, D. B., TELFER, M. G., JEFFCOATE, S., HARDING, P., JEFFCOATE, G., WILLIS, S. G., GREATOREX-DAVIES, J. N., MOSS, D. & THOMAS, C. D. (2001): Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. – Nature **414**: 65–69.

WHITTAKER, R. H. (1977): Evolution of species diversity in land communities. – Evolutionary Biology **10**: 1–67.

WOHLGEMUTH, T. (1998): Modelling floristic species richness on a regional scale: a case study in Switzerland. – Biodiversity and Conservation **7**: 159–177.

ZANIEWSKI, A. E., LEHMANN, A. & OVERTON, J. McC. (2002): Predicting species distribution using presence-only data: a case study of native New Zealand ferns. – Ecological Modelling **157**: 261–280.

Anschriften der Verfasser:

SEBASTIAN HOECHSTETTER, JENS WAHR*, SONJA KNAPP, STEFAN KLOTZ, DIETER UHL, VOLKER MOSBRUGGER, Universität Tübingen, Institut für Geowissenschaften, Sigwartstr. 10, 72076 Tübingen, Deutschland
MIKE THIV, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart, Deutschland
*Korrespondierender Autor; E-Mail: jens.wahr@uni-tuebingen.de

Manuskript eingegangen: 22.IX.2004, angenommen: 18.I.2005.

ISSN 0341-0145

Autoren-Richtlinien: http://www.naturkundemuseum-bw.de/stuttgart/schriften
Schriftleitung: Dr. Hans-Peter Tschorsnig, Rosenstein 1, 70191 Stuttgart
Gesamtherstellung: Gulde-Druck, 72072 Tübingen